Angriffswaffen und verteidigung... fossiler Wirbeltiere

Othenio Abel

HARVARD UNIVERSITY.

LIBRARY

OF THE

USEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

34573

GIFT OF

ALEXANDER AGASSIZ.

ber 16, 1909

OCT 16 1909

34,573

A141

Separat-Abdruck aus den „Verhandlungen“ der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien (Jahrgang 1908).

Digitized by Google

Digitized by Google

Bericht der Sektion für Paläozoologie.

Versammlung am 13. Februar 1908.

Vorsitzender: Herr **Prof. Dr. O. Abel.**

Herr Prof. Dr. O. Abel spricht über:

Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere.

Bei den fossilen Wirbeltieren finden wir ganz ebenso wie bei den lebenden Waffen ausgebildet: Angriffswaffen, vorwiegend bei fleischfressenden und Verteidigungswaffen, vorwiegend bei nicht fleischfressenden Tieren. In der folgenden Zusammenstellung sollen nur jene Waffen der fossilen Wirbeltiere berücksichtigt werden, welche von jenen der lebenden in auffallender Weise abweichen.

Digitized by Google

A. Angriffswaffen.

I. Die Zähne als Angriffswaffen.

Die fossilen Fische zeigen im wesentlichen den Typus des Angriffsgebisses wie die lebenden Formen. Selbst die furchtbare Kieferbewaffnung der Edestiden (Karbon und Permo-Karbon) mit der merkwürdigen Gattung *Helicoprion*[1]) aus der Artinskstufe (Permo-Karbon) von Krasnoufimsk im Ural findet sich bei lebenden Rochen, freilich in weit geringerem Ausmaße wieder.[2])

Bei den Stegocephalen treten uns keine auffallenden Angriffsgebisse entgegen; dagegen sind bei den südafrikanischen Theromorphen aus den unteren Beaufort Beds (Perm) sowie den mittleren und oberen Beaufortschichten (Trias)[3]) einzelne Zähne des Gebisses in einer höchst auffallenden Weise spezialisiert.

Während einige dieser Reptilien in ihren Gebißformen an fleischfressende Säugetiere erinnern (z. B. *Cynognathus* und *Lycosaurus*), indem ungefähr an derselben Stelle, wo der Eckzahn des Säugetieroberkiefers aus den Kiefern vorragt, ein besonders starker Zahn ausgebildet ist, ist *Dicynodon* dadurch merkwürdig, daß ein sehr großer und langer, zugespitzter Zahn schräge nach vorne und unten aus dem Oberkiefer vorspringt. Diese starken und hochspezialisierten Hauer haben allem Anscheine nach als Angriffswaffen gedient und ihre Ausbildung ist umso auffallender, als das Vorderende der Kiefer zu einem zahnlosen, schneidenden Schnabel umgestaltet ist, der bei der vollständig zahnlosen Gattung *Udenodon* an einen Schildkröten- oder Vogelschnabel erinnert.

Mit diesen langen dolchartigen Hauern von *Dicynodon* lassen sich die extrem verlängerten Eckzähne der säbelzähnigen Tiger

---

[1]) A. Karpinsky, Über die Reste von Edestiden und die neue Gattung *Helicoprion*. (Verhandl. d. kais. russ. Mineralog. Gesellsch. zu St. Petersburg [2], XXXVI, Nr. 2, 1899.)

[2]) Th. Fuchs. (Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissensch. in Wien, mathem.-naturw. Kl., Januar 1900.)

[3]) Über das geologische Alter der Beaufort Beds in Südafrika siehe E. Koken: Indisches Perm und die permische Eiszeit. (Neues Jahrbuch für Miner. etc., Festband 1907, S. 521.)

Digitized by Google

oder Machairodontiden aus dem Neogen und Plistozän der alten und neuen Welt sehr gut vergleichen.

Die Eckzähne von *Machairodus neogaeus* aus dem Plistozän von Südamerika sind von außerordentlicher Länge. Bei normaler Weite der Mundöffnung wäre der Eckzahn noch so weit über den Unterkiefer vorgestanden, daß das Tier die Nahrung nicht nach Art der lebenden Katzen zwischen die Kiefer hätte aufnehmen können. Daher hat W. D. Matthew die Meinung ausgesprochen, daß *Machairodus* den Unterkiefer fast senkrecht stellen konnte. Ich halte das nicht für wahrscheinlich; der extrem verlängerte Eckzahn stand vermutlich stets über den Unterkiefer so weit vor, daß auch bei vollständiger Öffnung der Mundspalte die Eckzahnenden noch über den Unterkiefer vorragten.

Brandes hat hervorgehoben, daß die Schneide- und Backenzähne von *Machairodus* weit weniger leistungsfähig erscheinen als bei den lebenden Tigern und Löwen. Er vertritt die Meinung, daß die extreme Spezialisation der Eckzähne von *Machairodus* durch die häufig geübte Gewohnheit bedingt gewesen sei, die Eckzähne in den ungepanzerten Hals der großen gepanzerten Glyptodonten einzuhauen.

Weismann[1]) hat sich dieser Auffassung angeschlossen und betrachtet die Ausbildung der großen *Machairodus*-Eckzähne einerseits und der schweren Glyptodontenpanzer anderseits als eine „wechselseitige Steigerung der Anpassungen zwischen zwei Tiergruppen".

Es ist das wohl kein Beispiel für eine derartige wechselseitige Anpassungssteigerung, wohl aber dafür, daß man bei solchen Schlüssen nicht vorsichtig genug zu Werke gehen kann. Die großen Gürteltiere und Glyptodonten sind auf Südamerika beschränkt, aber die Machairodontiden sind weltweite Formen, die in Europa schon im Phosphorit des Quercy (Paläogen) auftreten und bereits hoch spezialisiert erst im Pliozän, nach Herstellung der heutigen Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika, nach Südamerika eingewandert sind. Die europäischen, asiatischen und nordamerika-

[1]) A. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie, Bd. II, S. 403—404. Jena, 1902.

Digitized by Google

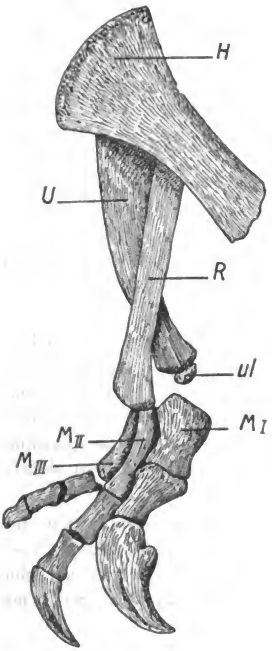

Fig. 1.

Anchisaurus colurus Marsh.

Fundort und Alter: Connecticut Red Sandstone (obere Trias) von Manchester, Conn., U. S. A. Nach der Photographie des Originales von O. C. Marsh (nach F. v. Huene).

Rechter Arm in halber Naturgröße. *H* = distales Ende des Humerus, *U* = Ulna, *R* = Radius, *ul* = Ulnare, *M I*, *M II*, *M III* = Metacarpalia des ersten bis dritten Fingers.

nischen Machairodontiden haben ebenso gewaltige Eckzähne wie die südamerikanischen Formen und die Ausbildung derselben hängt also nicht mit dem Kampf zwischen den Machairodontiden und Glyptodonten zusammen.

II. Die Gliedmaßen als Angriffswaffen.

Bei einzelnen fleischfressenden Dinosauriern (Gruppe der Theropoden) aus der Trias-, Jura- und Kreideformation sind die Endphalangen der Finger mit langen und scharfen, stark gekrümmten Krallen bewehrt gewesen. Bei *Anchisaurus colurus* Marsh (Fig. 1) aus dem Connecticut Red Sandstone (obere Triasformation) von Manchester, Conn. (U. S. A.), ist der Daumen außerordentlich stark und kräftig, weit kräftiger als der zweite und dritte Finger, und seine Endphalange trägt eine mächtige Kralle. Auch der vierte und fünfte Finger, die noch nicht bekannt, aber nach Marsh[1]) und v. Huene[2]) vorhanden gewesen sind, dürften bekrallt gewesen sein.

[1]) O. C. Marsh, Restoration of *Anchisaurus*. (Amer. Journal of Science, XLV, Febr. 1893, p. 169—170, Pl. VI.)

[2]) F. v. Huene, Über die Dinosaurier der außereuropäischen Trias. (Geolog. u. paläontolog. Abhandl., herausgegeben von E. Koken. Neue Folge, Bd. VIII [XII], Heft 2, p. 107, Taf. III. Jena, 1906.)

Digitized by Google

Ganz ähnliche Fingerkrallen finden wir bei dem theropoden Dinosaurier *Allosaurus* aus Nordamerika (Oberjura oder Unterkreide); ähnliche Krallen sind wohl auch bei dem erst vor kurzer Zeit bekannt gewordenen *Tyrannosaurus rex* vorhanden gewesen, welchen H. F. Osborn aus den Laramie Beds (oberste Kreide) von Montana in Nordamerika im Jahre 1905 beschrieb.[1]) Dieser auf den Hinterbeinen schreitende Dinosaurier war aufgerichtet 5·35 *m* hoch; der mit kräftigen Kegelzähnen bewehrte Schädel ist auffallend robust und plump gebaut, die Vorderextremitäten aber zu winzigen Fangarmen verkümmert.

Die fleischfressenden theropoden Dinosaurier waren vielleicht Aasfresser und benützten ihre starken Fingerkrallen zum Losreißen der Fleischteile von den Kadavern der riesigen pflanzenfressenden Dinosaurier, wie die offenbar von den Krallen eines *Allosaurus* hervorgebrachten tiefen Verletzungen an den Wirbeln eines *Brontosaurus* beweisen.

III. Fangapparate der paläozoischen Asterolepiden.

Im Vorjahre berichtete der Vortragende über die vermutliche Funktion der Seitenorgane der Asterolepiden in der Sektionssitzung vom 20. März 1907. Diese Seitenorgane, welche keine Homologa der Brustflossen der übrigen Fische darstellen, haben vermutlich in ähnlicher Weise wie die Fangapparate einzelner Krebse oder der Gespenstheuschrecken funktioniert.

B. Verteidigungsmittel.

I. Die Zähne als Verteidigungswaffen.

Bei vielen fossilen pflanzenfressenden Säugetieren sind entweder die Eckzähne (wie bei den Dinoceraten aus dem Eozän der Bad Lands in Nordamerika) oder die Schneidezähne zu langen Hauern umgeformt, welche eine wirksame Verteidigungswaffe gegen Angriffe von Raubtieren bilden.

[1]) H. F. Osborn, *Tyrannosaurus* and other Cretaceous Carnivorous Dinosaurs. (Bulletin Amer. Mus. Nat. Hist., XXI, p. 259—265. New York, 1905.) — *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous Carnivorous Dinosaur. (Second Communication.) (Ibidem, XXII, p. 281—296, Pl. XXXIX. New York, 1906.)

Digitized by Google

Bei einzelnen fossilen Huftieren wuchsen die Schneidezähne in exzessiver Weise aus und konnten dann nicht mehr als Waffen gebraucht werden. Dies ist z. B. der Fall beim Kolumbus-Mammut Nordamerikas *(Elephas Columbi),*[1]) wie das vor kurzem im Amerikanischen Museum in New York aufgestellte Skelett dieses Elefanten zeigt. Die riesigen Stoßzähne sind hier eingerollt und legen sich mit ihren Enden übereinander.

II. Die Gliedmaßen als Verteidigungswaffen.

Ein ganz einzig dastehender Fall der Umformung einzelner Finger zu einer Verteidigungswaffe ist der Daumen von *Iguanodon* (Wealdenformation, Unterkreide). Der Daumen ist zu einer kegelförmigen, sehr kräftigen Stoßwaffe umgebildet und an seiner Stelle ist der fünfte Finger opponierbar geworden.[2])

III. Schwanzstacheln als Verteidigungswaffen.

Auf dem Schwanze einzelner Dinosaurier, wie *Stegosaurus*[3]) aus dem Jura Nordamerikas und *Polacanthus*[4]) aus dem Wealden Englands, stehen Knochenstachelpaare, die sicher eine wirksame Verteidigungswaffe gebildet haben. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß die Stachelpaare bei diesen beiden Dinosauriern so steil nach oben gerichtet waren, wie es die bisherigen Rekonstruktionen zeigen, sondern es ist wahrscheinlicher, daß die Stacheln in der Schwanzregion schräge seitlich wegstanden, wobei sie bei Schwanzschlägen als eine wirksamere Waffe gebraucht werden konnten.

Auch bei fossilen Säugetieren ist der Schwanz mitunter bewehrt. Dies ist der Fall bei *Glyptodon,* dessen Schwanz von knö-

[1]) H. F. Osborn, A Mounted Skeleton of the Columbian Mammoth *(Elephas Columbi).* (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., XXIII, 1907, p. 255—257, Fig. 1.)

[2]) L. Dollo, Première Note sur les Dinosauriens de Bernissart. (Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., Vol. I, 1882, p. 163, Pl. IX, Fig. 2 und 3.)

[3]) O. C. Marsh, Restoration of *Stegosaurus.* (Am. Journ. of Science, XLII, 1891, p. 179—181, Pl. IX.)

[4]) F. v. Nopcsa, British Dinosaurs: *Polacanthus.* (Geol. Magazine, Decade V, Vol. II, p. 241—250, Fig. p. 242. London, 1905.) — Neue Rekonstruktion: J. Walther, Geschichte der Erde und des Lebens, S. 445, Fig. 254. Leipzig, 1908.

Digitized by Google

chernen Stachelringen umhüllt war und sicher als Waffe gebraucht werden konnte. Eine sehr eigentümliche Umformung des Schwanzes zu einer Waffe zeigt ein zu den Glyptodonten gehöriges Riesengürteltier aus dem Plistozän Argentiniens, *Doedicurus clavicaudatus* (Fig. 2).

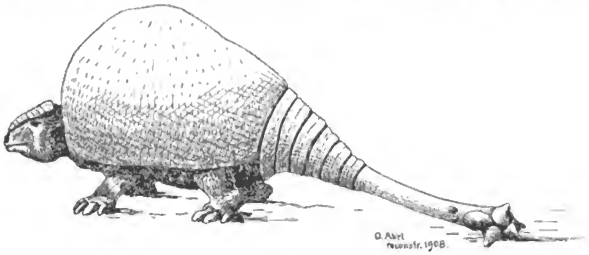

Fig. 2.
Doedicurus clavicaudatus Owen.

Rekonstruktion des 3 bis 4 *m* langen Tieres auf Grund der von R. Lydekker mitgeteilten Photographien des Panzers. Der in eine unbewegliche Röhre eingeschlossene hintere Teil des Schwanzes diente als Verteidigungswaffe.
Aus dem Pampaslöß der Gegend von Buenos-Aires.

Der Körper ist durch einen geschlossenen Panzer geschützt; dann folgen in der vorderen Schwanzregion sechs rasch an Größe abnehmende bewegliche Knochenringe, die eine seitliche Bewegung des Schwanzes gestatten; die letzten zwei Drittel des Schwanzes sind in einer Knochenröhre eingeschlossen. Diese Röhre ist am Ende kolbig aufgetrieben und trägt tiefe und weite schüsselförmige Vertiefungen. Es ist kaum ein Zweifel daran möglich, daß diese Gruben zur Aufnahme von hornigen Hautbuckeln oder Hautstacheln dienten, so daß der Schwanz das Aussehen eines Morgensternes besessen haben mag, wie ich dies in Fig. 2 darzustellen versucht habe. Zweifellos muß eine solche Waffe ein wirksames Verteidigungsmittel gewesen sein.

IV. Schädelprotuberanzen und Nackenplatten als Verteidigungsmittel.

Zahlreiche Reptilien und Säugetiere, unter den letzteren namentlich die Huftiere, besitzen kegelförmige Schädelprotuberanzen, die

Digitized by Google

als wirksame Verteidigungswaffe dienen. Bei einzelnen Huftieren sind diese Schädelprotuberanzen mehrfach gegabelt (Rehe, Hirsche). Zu den merkwürdigsten Schädelprotuberanzen gehören die mächtigen paarigen Nasenzapfen von *Arsinoitherium*[1]) aus dem Eozän Ägyptens sowie die paarigen Nasenzapfen der beiden fossilen Nagergattungen *Ceratogaulus*[2]) aus dem Miozän von Kolorado und *Epigaulus*[3]) aus dem Miozän von Kansas. J. W. Gidley hält es nicht für ausgeschlossen, daß die mächtigen Nasenzapfen von *Epigaulus* nur bei den Männchen auftreten, „and in that event were probably used principally as fighting weapons". *Epigaulus* hat offenbar eine grabende, unterirdische Lebensweise geführt, wie die langen Scharrkrallen und die ungewöhnlich kleinen Augenhöhlen beweisen.

Bei der ausgestorbenen Dinosaurierfamilie der Ceratopsiden ist der Schädel an seinem Hinterende zu einer breiten knöchernen Platte umgeformt, welche kaum eine andere Deutung als die einer Nackenschutzplatte zuläßt. Gleichzeitig sind mehrere stark nach vorne geneigte Knochenzapfen auf dem Schädel vorhanden, und zwar meist ein kleiner unpaarer auf dem Vorderende der Schnauze, das Nasenhorn, sowie ein Paar Knochenzapfen ober und hinter den Augenhöhlen, die von den beiden Postfrontalia gebildet werden.[4])

Die mächtigste Schädelprotuberanz unter den fossilen Huftieren besaß *Elasmotherium sibiricum* aus dem Pleistozän.

Unter den Knochenzapfenformen der fossilen Huftiere ist besonders jene der paarigen Scheitelzapfen von *Sivatherium giganteum*[5])

[1]) C. W. Andrews, A descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fajûm, Egypt. London, 1906, Titelbild.

[2]) W. D. Matthew. (Bulletin Amer. Mus. Nat. Hist., XVI, p. 291. New York, 1902.)

[3]) J. W. Gidley, A New Horned Rodent from the Miocene of Kansas. (Proc. U. S. Nat. Mus., XXXII, p. 627—636, Pl. LVIII—LXV. Washington, 1907.)

[4]) O. C. Marsh, Dinosaurs of North America. (16th Annual Report U. S. Geolog. Survey, Part. I, 1896.) — Eine auffallende Übereinstimmung in der Anordnung der drei Schädelprotuberanzen besteht zwischen *Triceratops* und *Chameleo Oweni:* R. S. Lull, The Cranial Musculature and the Origin of the Frill in the Ceratopsian Dinosaurs. (Amer. Journal of Science, XXV, May 1908, p. 398, Fig. 10.)

[5]) O. Abel, Über einen Fund von *Sivatherium giganteum* bei Adrianopel. (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Kl., Bd. CXIII, 1904, S. 629—653, Fig. 2.)

Digitized by Google

aus dem Unterpliozän der Siwalik Hills in Ostindien und von Adrianopel bemerkenswert.

V. Panzer.

Viele fossile Tiere sind entweder durch flache Panzerplatten oder durch Stachelpanzer gegen Angriffe von Feinden geschützt gewesen. Geschlossene Panzer, wie wir sie von den Schildkröten kennen, kommen nur bei den gepanzerten Glyptodonten aus dem Pleistozän von Südamerika und bei der Reptilienordnung der *Placodontia* in der europäischen Trias vor *(Placochelys)*. Viel häufiger sind partielle Panzer, wie die Panzer der altpaläozoischen Panzerfische.

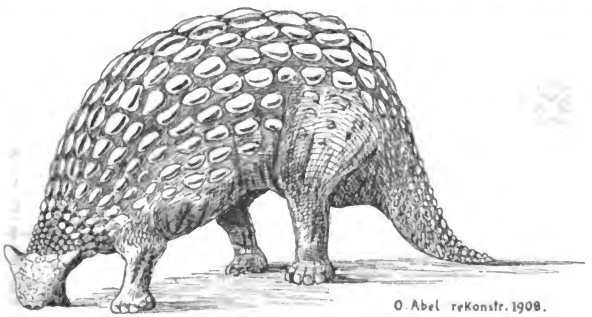

Fig. 3.
Ankylosaurus magniventris Brown.

Fundort und Alter: Hell Creek Beds (obere Kreide) von Montana, U. S. A.

Rekonstruktion auf Grundlage der von Barnum Brown 1908 veröffentlichten Abbildungen (Bull. Am. Mus. Nat. Hist., XXIV, p. 187—201). Körperlänge des Tieres etwa 4—5 *m*. („The girth of this huge creature exceeded that of the Mastodon", Brown, l. c., p. 196.)

Bei einzelnen Dinosauriern wie bei dem bekannten *Stegosaurus,* ferner bei *Polacanthus*[1]) aus dem Wealden der Insel Wight,

[1]) F. v. Nopcsa, Notes on British Dinosaurs. Part II: *Polacanthus.* (Geological Magazine, Decade V, Vol. II, June 1905, p. 241, Pl. XII.) — Eine neue Rekonstruktion von *Polacanthus Foxi* hat J. Walther entworfen: Geschichte der Erde und des Lebens, S. 445, Fig. 254. Leipzig, 1908.

Digitized by Google

Cratacomus aus der Gosauformation der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt,[1]) ferner bei dem erst in letzter Zeit entdeckten *Ankylosaurus magniventris* aus der oberen Kreide von Nordamerika[2])

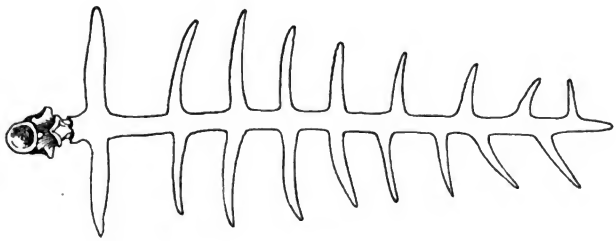

Fig. 4.
Naosaurus microdus Cope.
Perm von Paint Creek, Hardeman County, Texas.
Achter Rückenwirbel von vorne in $^1/_4$ der natürlichen Größe. Oben Kopie der Abbildung des Wirbels in E. C. Case, The *Pelycosauria*, 1907, Pl. XXVIII, Fig. 3; unten Versuch einer Rekonstruktion des Wirbels mit Hautbedeckung.

(Fig. 3), war der Rücken mit Panzerplatten, Stacheln, Buckeln oder hohen Knochenkämmen bewehrt.

[1]) Eine kritische Besprechung der gepanzerten Dinosaurier aus dem Konstantinstollen bei Muthmannsdorf in der Neuen Welt bei Wiener-Neustadt: F. v. Nopcsa, Notizen über cretacische Dinosaurier. (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Kl., Bd. CXI, 1902, S. 93—103.)

[2]) Barnum Brown, The *Ankylosauridae*, a New Family of Armored Dinosaurs from the Upper Cretaceous. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXIV, p. 187—201. New York, February 13, 1908.) „From the lines indicated by the bones present, this dinosaur presents a striking parallel to the large Glyptodons ... The ribs, coossified to the posterior dorsals, form a rigid body frame peculiarly fitted to support the complete armor that covered the body" (p. 201).

Digitized by Google

Eine ganz einzig dastehende Verteidigungswaffe bilden die außerordentlich verlängerten Dornfortsätze der Hals-, Rücken- und Lendenwirbel der Pelycosaurier aus der Permformation. Die Dornfortsätze tragen aber z. B. bei *Naosaurus* aus dem Perm von Texas[1]) seitliche Knochenstacheln (Fig. 4), so daß man daraus entnehmen kann, daß nicht nur die hohen, senkrecht emporstarrenden Spieße der Dornfortsätze, sondern auch die Seitenstacheln derselben als Verteidigungswaffe dienten.

VI. Zusammenfassung.

Wenn wir die verschiedenen Waffen der Wirbeltiere zu gruppieren versuchen, so sehen wir, daß Fleischfresser vorwiegend Angriffswaffen, zuweilen aber auch Verteidigungswaffen (z. B. die *Pelycosauria*) besitzen, während unter den Waffen der Pflanzenfresser passive und aktive Verteidigungswaffen zu unterscheiden sind. So z. B. ist der Nackenschild von *Triceratops* als passive, die Schädelprotuberanzen als aktive Verteidigungswaffe anzusehen. Eine Kombination von Angriffswaffen und Verteidigungswaffen finden wir bei *Pterichthys* aus dem Devon; die „Seitenorgane" dienen zum Angriff, der Panzer als Schutz gegen stärkere Feinde. Ebenso ist der kompakte Rückenpanzer von *Doedicurus* eine passive, die morgensternartige Schwanzröhre eine aktive Verteidigungswaffe.

[1]) H. F. Osborn, A Mounted Skeleton of *Naosaurus*, a Pelycosaur from the Permian of Texas. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXIII, p. 265—270, Pl. IX, X. New York, March 30, 1907.) — E. C. Case, Revision of the *Pelycosauria* of North America. (Carnegie Institution of Washington, Publication Nr. 55, p. 1—176, Pl. I—XXXV. Washington, July 1907.)

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google